BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

zoologie

331

N° 474 JUILLET-AOUT 1977

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
57, rue Cuvier, 75005 Paris

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 1 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges,** à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;

— pour les **abonnements** et les **achats au numéro,** à la Librairie du Muséum, 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;

— pour tout ce qui concerne la **rédaction,** au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements pour l'année 1977

Abonnement général : France, 530 F ; Étranger, 580 F.
Zoologie : France, 410 F ; Étranger, 450 F.
Sciences de la Terre : France, 110 F ; Étranger, 120 F.
Botanique : France, 80 F ; Étranger, 90 F.
Écologie générale : France, 70 F ; Étranger, 80 F.
Sciences physico-chimiques : France, 25 F ; Étranger, 30 F.

International Standard Serial Number (ISSN) : 0027-4070.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, nº 474, juillet-août 1977, Zoologie 331

Rapport micro-méiobenthos et *Halodeima atra* (Holothurioidea) dans un lagon Polynésien (Tiahura, Moorea, île de la Société)

par Jeanne Renaud-Mornant et Marie-Noëlle Helléouet *

Résumé. — Une étude des relations trophiques entre l'Holothurie *Halodeima atra* (Jeagcr) et la méiofaune a été entreprise dans lc lagon de l'île de Moorea (Tiahura). En éliminant les Holothuries d'une surface donnée, il a été possible de montrer que celles-ci avaient une action néfaste sur la population de méiofaune, qui est capable de se reconstituer en leur absence. Il semble que cette limitation doit être imputée principalement à l'action perturbatrice des *Halodeima* sur la surface du sédiment, plutôt qu'à leur prédation : la méiofaune étant rare dans les contenus stomacaux des Holothuries. Celles-ci trouvent à Tiahura une source abondante de nourriture dans le phytobenthos. Une évaluation de son apport nutritif a été tentée ; elle a permis de mettre en évidence d'une part le rôle des Cyanophycées et, d'autre part, celui du microphytobenthos présent sur les grains de sable, en particulier, d'un organisme fixé, indéterminé, unicellulaire et chlorophyllien, représentant 18 % du sable ingéré. Le maillon de la chaîne alimentaire constitué généralement par la méiofaune se trouve être considérablement réduit dans ces stations du lagon de Tiahura.

Abstract. — Trophic interrelationships between the Holothurioidea *Halodeima atra* (Jeager) and meiofauna components have been studied in the Moorea lagoonal complex (Tiahura). The *Halodeima* were retrieved from a pen, and meiofauna population was left to thrive on the sediment in their absence. The population increase showed that *H. atra* is unfavorable to the establishment of a rich meiofauna population. Gut contents analyses showed a low rate of predation from *Halodeima* and led to the conclusion that bioturbation of sediment by *Halodeima* is liable to prevent the thriving of a large meiofauna population. This Holothurian feeds mainly on phytobenthos which is abundant in Tiahura. An attempt was made to assess the importance of this source of food. Cyanophyceans are heavily cropped by *Halodeima* together with an unicellular organism, attached to sand grains, which remained unidentified and which amounts to 18 % of the volume of ingested sand. Aggregates and detritus which are abundant on sand grains have been also taken into consideration. The importance of meiofauna is highly reduced in the food chain of the benthic ecosystem of Tiahura.

Les recherches entreprises depuis plusieurs années à l'Antenne du Muséum et de l'ÉPHÉ en Polynésie ont permis de nombreuses prospections faunistiques tant sur les atolls (Salvat, 1971*a* et *b*) que dans les îles hautes, et en particulier à Moorea dans l'archipel de la Société (Richard et Salvat, 1972 ; Salvat, 1975). Du point de vue du fonctionnement de l'éco-

* *Laboratoire de Zoologie (Vers) associé au CNRS (Nº 114), Muséum national d'Histoire naturelle, 43, rue Cuvier, 75231 PARIS-Cedex 05 et Antenne du Muséum et de l'ÉPHÉ, B.P. 562, TAHITI.*

système récifal, il était intéressant d'étudier à Moorea les rapports existant entre le microbenthos, le méiobenthos et le macrobenthos dans les sédiments coralliens du lagon.

Peu de travaux quantitatifs ont été effectués sur ce sujet en Polynésie, à l'exception des données de SALVAT et RENAUD-MORNANT (1969) sur Mururoa, et RENAUD-MORNANT, SALVAT et BOSSY (1971) sur Maturei Vavao. Dans ce dernier travail concernant un atoll fermé, les auteurs ont montré qu'un maillon de la chaîne alimentaire benthique récifale s'effectue au niveau de l'ingestion de sédiment par l'Holothurie *Halodeima atra* (Jeager). Ces Échinodermes sont très abondants en milieu corallien (BAKUS, 1973) et, en particulier, sur le récif frangeant de Tiahura à Moorea (SALVAT, 1975) ; ils s'y nourrissent exclusivement de sédiment biodétritique et, en particulier, de sable dont la teinte verdâtre est due à la présence en forte proportion de la Cyanophycée *Oscillatoria limosa* Agardh (SOURNIA, 1976).

De taille assez grande (12 à 22 cm), *Halodeima atra* ingère régulièrement une large quantité de sable (BAKUS, 1973). Cette consommation est donc susceptible d'avoir une double action sur l'équilibre du sédiment : d'une part en remaniant dynamiquement un volume important de la couche superficielle, d'autre part en modifiant l'équilibre de la flore et de la faune benthiques.

Il était de ce fait intéressant d'évaluer dans un premier temps l'importance du micro- et du méiobenthos présent dans le sédiment *in situ* servant de nourriture aux *Halodeima* ; ensuite, d'étudier quantitativement et qualitativement l'abondance et la nature de leur prédation en microorganismes à l'aide de recensements dans les contenus stomacaux. Enfin, il devait être possible aussi d'observer si, dans un sédiment débarrassé de sa population d'*Halodeima*, les benthontes localement décimés par le prédateur seraient capables de reconstituer une population plus importante.

STATIONS ET MÉTHODES

Les stations étudiées à Moorea furent délimitées le long d'une radiale située sur le récif frangeant au nord-est de l'île (voir fig. 1, cartes). Elles s'étendaient de la rive où se trouve le local du Muséum et de l'ÉPHÉ (Faré Quenot) au chenal séparant le récif frangeant du récif barrière. Elles étaient situées à 10 m, 25 m et 50 m du rivage et recouvertes de 10 à 80 cm d'eau selon les marées et leur distance du bord de l'eau. Dans cette partie du récif frangeant, les *Halodeima atra* sont très nombreuses, à raison d'une vingtaine par mètre carré. C'est au voisinage de la première station que fut implanté dans le sable un enclos grillagé d'un mètre de côté, destiné à emprisonner les *Halodeima* pour observer d'abord leur éthologie alimentaire. Dans un second temps, l'enclos fut débarrassé des Holothuries, et des prélèvements furent effectués toutes les semaines pendant trois semaines, pour observer l'évolution des populations de méiofaune en l'absence de leur principal consommateur.

Le sédiment

Les prélèvements, tant aux stations de référence que dans l'enclos, furent effectués à l'aide d'un cylindre de métal mince, de 9 cm de diamètre et de 7 cm de hauteur, sous lequel

on glisse délicatement une plaque de plastique pour délimiter un espace à l'abri des mouvements de l'eau. La couche de sable non réduit est alors aspirée à l'aide d'une seringue jusqu'à ce que le volume désiré soit obtenu. Des échantillons de 10 à 30 ml ont été ainsi récoltés. L'extraction des organismes et leur dénombrement ont été ensuite effectués selon les méthodes habituelles (HULINGS et GRAY, 1971).

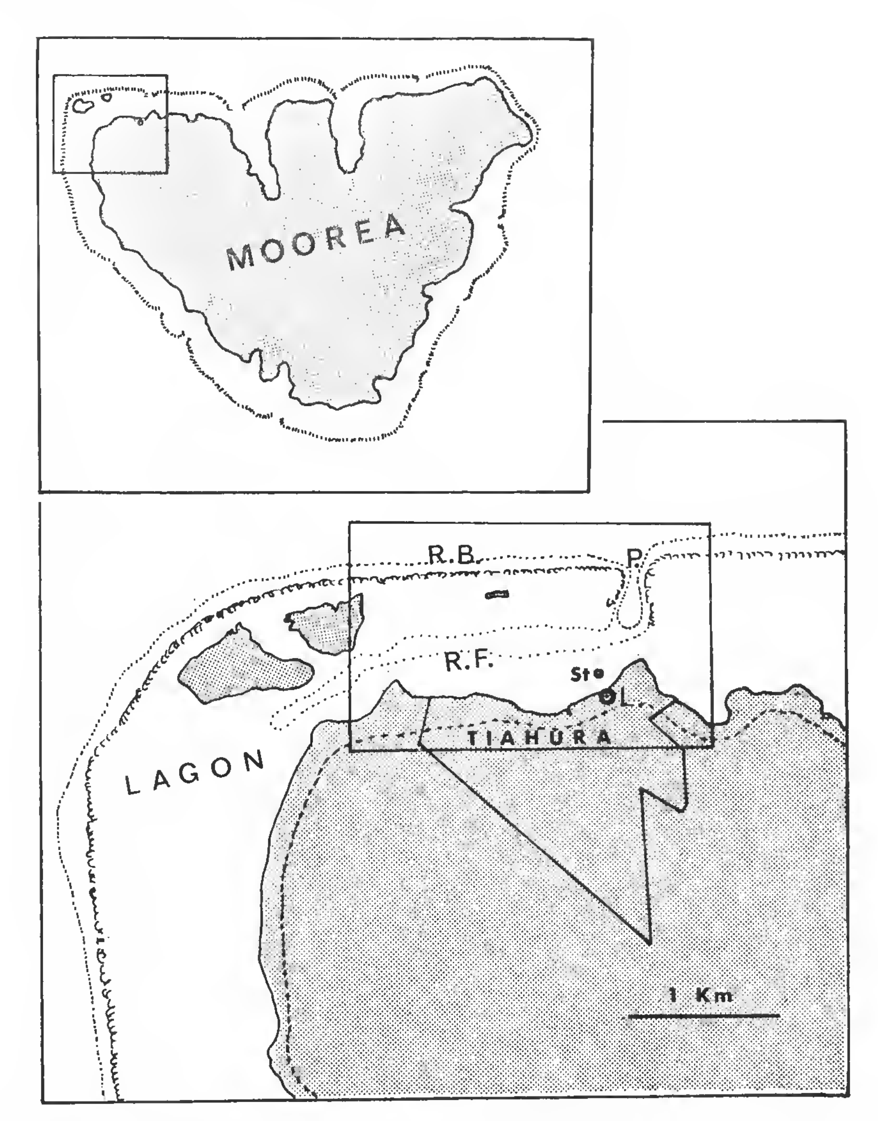


FIG. 1. — L'île de Moorea et la région nord-ouest où se situe le domaine de Tiahura.
P., passe ; L., local du Muséum et de l'*ÉPHÉ* ; R.B., récif barrière ; R.F., récif frangeant ; St., station de l'enclos à *Halodeima*.

Les contenus stomacaux

Le recensement des microorganismes et de la méiofaune dans les contenus stomacaux de l'Holothurie a été également effectué sur un volume de sable déterminé et selon le processus suivant :

Les *Halodeima* récoltées sont mesurées, puis ouvertes. Leur tube digestif est extrait, déroulé et mesuré. Celui-ci n'est pas entièrement rempli de sable : dans une région de couleur orangée située au début du deuxième tiers, longue de deux ou trois centimètres, et correspondant à l'anse stomacale, on trouve en général une plus faible proportion de sable, celui-ci étant mêlé d'eau et de mucus. D'autre part, dans la partie rectale, le contenu est peu homogène : le sable est aggloméré en nodules séparés par des bulles de gaz. Donc, malgré les apparences, le tube digestif d'*Halodeima* n'est pas entièrement bourré de sable d'une manière homogène. Et, bien que le diamètre des différentes parties du tractus digestif soit à peu près de dimension semblable, le contenu sableux n'est pas d'un volume constant.

Compte tenu de ces faits, nous avons étudié seulement des tronçons de 10 cm de long concernant le pharynx et le rectum de chaque Holothurie. Les volumes de sable contenus dans ces tronçons varient de 3,5 à 5 ml pour la partie antérieure du tube digestif et de 2,5 à 4,5 ml pour la partie rectale. Nous avons appliqué les méthodes d'élutriation à ces échantillons, afin d'en extraire la méiofaune et de la recenser. Des comptages de contrôle ont été effectués également sur toute la longueur du tube digestif. Ils n'ont pas révélé de zones particulièrement différenciées.

Mise en évidence des microorganismes associés aux grains de sable

Aux stations étudiées, outre le film biologique recouvrant les grains de sable, il a été possible de noter, par simple observation directe au binoculaire, qu'une importante proportion de ces grains étaient porteurs d'un organisme unicellulaire chlorophyllien de 80 à 100 µm de diamètre. Celui-ci a été dénombré par comptage direct aussi bien dans le sédiment lagunaire que dans les contenus stomacaux. Les différentes colorations et coupes histologiques qui lui ont été appliquées n'ont cependant pas encore permis son identification.

Le sable de Tiahura est un sédiment organogène à 99 % de CO_3Ca. Il est fixé au formol 7 % sur le terrain, puis il est refixé au Bouin pendant 12 heures au laboratoire. Ceci a pour effet de dissoudre complètement le calcaire qui formait la particule granulaire, pour ne laisser subsister dans toute son intégrité que l'enveloppe organique. Ces enveloppes peuvent

---

Planche I

Colorations effectuées sur les enveloppes formant un film biologique autour des grains de sable.

A : Laque de gallocyanine *in toto* montrant un organisme unicellulaire fixé sur plus de 30 % des grains. De nombreux autres éléments du phytobenthos sont présents.

B : Hématoxyline de Delafield sur enveloppe de grain *in toto* montrant l'abondance de la végétation fixée.

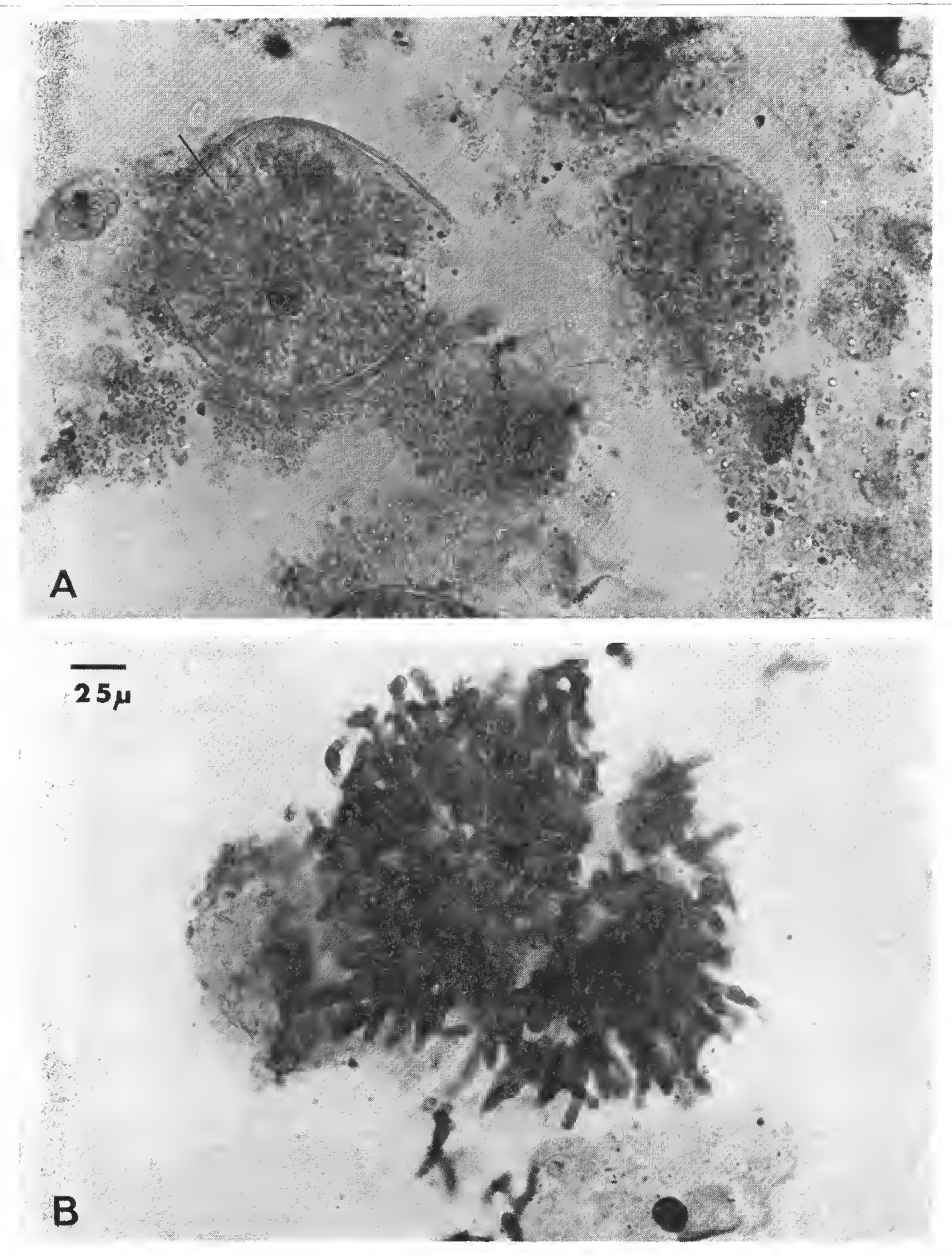


PLANCHE I

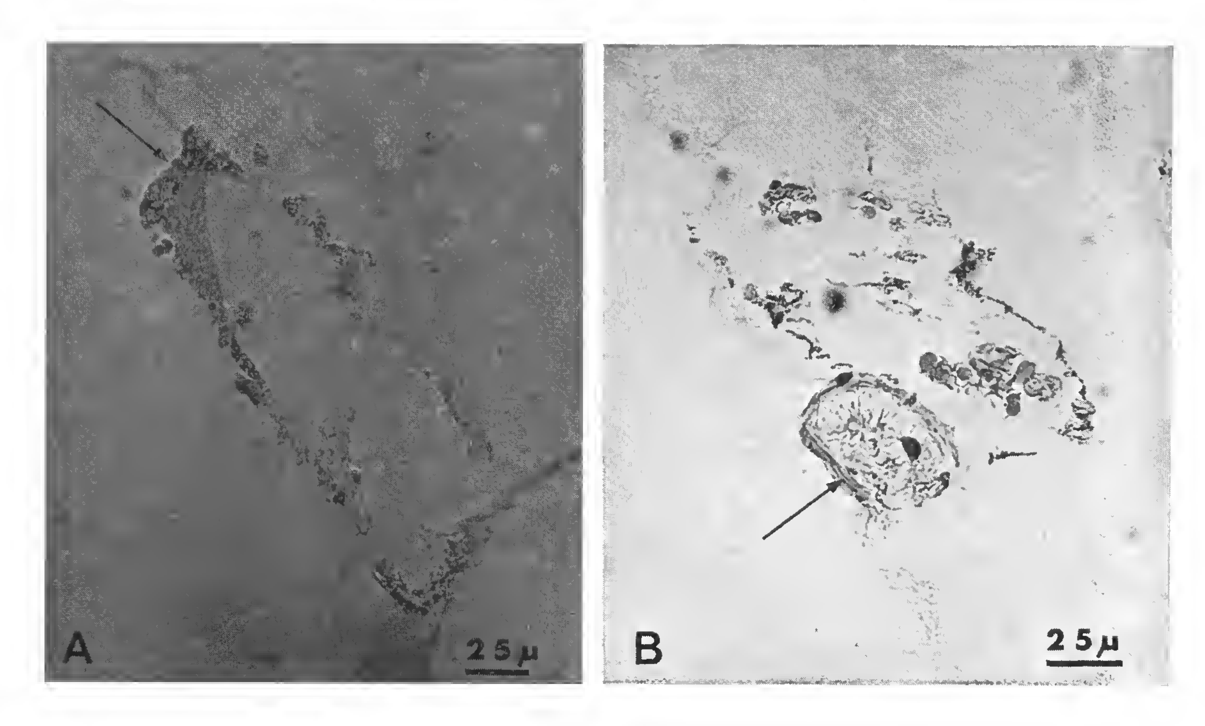


Planche II

Coupes effectuées sur l'enveloppe biologique recouvrant les grains. Réaction de Feulgen-Rossenbeck.

A : Coupe montrant l'épaisseur du film autour du grain dont la forme demeure visible. Présence de nombreux noyaux (en haut à gauche).

B : Coupe dans le revêtement d'un grain de sable sur lequel est fixé un organisme unicellulaire. Noter la membrane relativement épaisse de cet organisme.

être ensuite colorées et montées sur lames *in toto*, ou bien incluses dans la gélose, puis la paraffine, coupées et colorées selon les techniques histologiques. Des colorations topographiques ont surtout été utilisées comme l'hématoxyline de Delafield (pl. I, B) ; la laque de gallocyanine (pl. I, A) a été employée comme colorant nucléaire ; la réaction de Feulgen-Rossenbeck a aussi été effectuée sur coupe et *in toto* (pl. II). L'importance du film biologique revêtant les grains a ainsi pu être mise en évidence, aussi bien pour le sédiment *in situ* que pour les contenus stomacaux.

Résultats

Le fond du lagon de Tiahura est de mode calme. Le sédiment où furent installées les stations est constitué d'un sable corallien, détritique, organogène, dont les caractéristiques granulométriques sont les suivantes : Q_1 (premier quartile) entre 160 et 172 µm, dm (diamètre

médian) 288 à 327 μm, Q_3 (troisième quartile) 490 à 603 μm ; coefficient de classement : 2,9 à 3,8. Il est de teinte verdâtre avec des taches plus sombres dont les colonies d'*Oscillatoria limosa* sont responsables (Sournia, *op. c.*). Ce substrat héberge une importante population d'Holothuries. D'autres éléments de la macrofaune, surtout fouisseurs ou endogés, y vivent également, mais en nombre peu élevé. Ils n'ont pas fait l'objet de recensement.

A nos stations du récif frangeant, la densité des *Halodeima atra* était de 15 à 25 individus au m². L'enclos d'un mètre carré que nous avions implanté en contenait 17.

La méiofaune présente dans le sédiment sous-jacent et susceptible d'être ingérée par les *Halodeima atra* a été dénombrée dans un volume de 10 ml ; cette unité de volume nous a paru facilement utilisable pour les comparaisons avec les contenus stomacaux.

Tableau I. — Nombre d'individus de chaque groupe de la méiofaune dans 10 ml de sable. On observe une légère augmentation qualitative (4 groupes nouveaux) et quantitative de la méiofaune en l'absence des détritivores.

	Avant implantation de l'enclos	Élimination des *Halodeima* dans l'enclos après 3 jours	15 jours sans *Halodeima*	21 jours sans *Halodeima*	Stations avoisinantes 1 m	Stations avoisinantes 25 m	Stations avoisinantes 50 m
Ciliés divers	2	11	8	9	22	1	
Ciliés interstitiels	16	6	15	17	29	10	5
Turbellariés	14	5	1	4	12	1	7
Nématodes	31	10	4	29	24	20	30
Annélides Polychètes	3	1	8	11	5	3	9
Archiannélides					1		
Annélides Oligochètes			2				2
Gastrotriches				1	2	3	
Copépodes Harpacticides	9	6	10	15	11	12	8
Larves	8	4	2	1	1		
Ostracodes			4	1	3	1	1
Larves d'Insectes			2				
Total	83	43	56	88	109	51	62

L'étude qualitative et quantitative de la méiofaune recensée est donnée dans le tableau I. On constate une densité de 109 individus à une station à un mètre de l'enclos et de 51 et 62 respectivement à 25 et 50 m de l'enclos. Dans l'enclos lui-même, où les *Halodeima* étaient parquées depuis trois jours, la densité s'abaissait de 83 à 43 individus. Cette perte pouvait donc être imputée à une forte consommation de sable par les Holothuries ; celles-ci, ne pouvant s'échapper de l'enclos et errer librement, auraient en quelque sorte pu faire diminuer

Tableau 11. — Inventaire de la méiofaune récoltée dans les tubes digestifs d'*Halodeima atra* de Tiahura.

	(1) 15-38				(2) 10-35			(3) 12-38		(4) 12-40		(5) 12-40		(6) 13-40		(7) 15-42		(8) 12-35		(9) 13-35		(10) 15-38		(11) 18-41		(12) 16-42		(13) 22-52	
	3,8	4	1	3	4	1	4	3,5	4	3	4	3	4	2,5	3,9	4,5	5	1,8	3	1,5	4,5	2,8		4	2.5	3,8	4,5	5	4,5
	O	Ph.	E	R	Ph	E	R	Ph	R	Ph	R	Ph	R	Ph	R	Ph	R	Ph	R	Ph	R	Ph	R	Ph	R	Ph	R	Ph	R
Ciliés																				1									
Nématodes				1			1																					1	
															1													1	
Annélides	1	2										1						1						1				1	
Ostracodes													1 *										1						
Tanaidacés																					1								
Isopodes																			1										
Larves d'insectes	1	2	1 *	2																									

Première ligne du bandeau : les chiffres entre parenthèses correspondent aux numéros de récolte : (1), (2), (3), (4), Holothuries vivant dans l'enclos ; (5), (6), (7), station à un mètre de l'enclos ; (8), (9), (10), station à 25 m de l'enclos ; (11), (12), (13), station à 50 m de l'enclos.

Deuxième ligne : 1[er] chiffre, taille en cm des individus ; 2[e] chiffre, longueur en cm du tube digestif déroulé.

Troisième ligne : volume en ml de sable récolté par tronçons de 10 cm.

Quatrième ligne : O, œsophage ; Ph., pharynx ; E, anse stomacale ; R, rectum.

Les astérisques indiquent les animaux retrouvés vivants dans le tube digestif des *Halodeima*.

le stock de méiofaune. Pour vérifier cette hypothèse sur les dégâts occasionnés au méiobenthos par les *Halodeima*, nous les avons éliminées de l'enclos. Des recensements ont ensuite été effectués dans le sédiment, après quinze jours, puis trois semaines, pour permettre de déceler une éventuelle augmentation de la population. Ce laps de temps, compatible avec notre mission, nous a paru suffisant pour que la population se renouvelle normalement. En effet, on évalue à environ un mois le cycle des principaux éléments de la méiofaune en milieu tempéré (Gerlach, 1971) à l'exception des Ciliés, dont le cycle reproducteur peut être beaucoup plus rapide (Fenchel, 1968, 1969).

Nous avons constaté qu'en l'absence des Holothuries, le nombre des méiobenthontes s'élève régulièrement en trois semaines (tabl. I), les chiffres passant de 43 au bout de huit jours, à 56 après quinze jours, et 88 après trois semaines, dans 10 ml de sable. L'augmentation est due surtout aux Nématodes et aux Copépodes, et à un plus grand nombre d'Annélides Polychètes ; la diversité est plus grande également, avec la présence des Gastrotriches, des Oligochètes et des Ostracodes.

Ces résultats, bien que trop peu nombreux, suggèrent une influence néfaste des Holothuries, qui se nourriraient d'une part importante de méiofaune, comme l'indiquait l'étude des contenus stomacaux de cette même espèce dans un lagon voisin (Renaud-Mornant, Salvat et Bossy, *op. c.*).

L'analyse précise des contenus stomacaux des *Halodeima* au moment de leur sortie de l'enclos, et d'autres *Halodeima* vivant en dehors de l'enclos, aux stations avoisinantes, montre qu'il n'en est rien et que la méiofaune entre pour une part très faible dans leur alimentation. Les écarts constatés entre la quantité de faune présente dans le sable consommable *in situ* et celle trouvée dans les tubes digestifs sont grands à Tiahura. En effet, le tableau II montre que les taux d'ingestion de méiofaune sont extrêmement faibles. Sur 13 Holothuries étudiées, 4 n'avaient ingéré aucun représentant de la méiofaune. Dans les 9 restantes, le nombre de méiobenthontes est très bas, variant de 1 à 4 pour un volume moyen total de 8,4 ml. Cependant, ce volume correspond à une longueur de 10 cm de pharynx et de 10 cm de rectum, pour lesquels les volumes de sable moyens sont respectivement 3,9 ml et 4,5 ml. Le volume du contenu des tubes digestifs étudié est donc tout à fait comparable aux 10 ml du sédiment *in situ*, où nous trouvions une moyenne de 70 représentants de la méiofaune.

Le fait que les Holothuries ne se nourrissent presque pas de méiofaune pose deux problèmes principaux : Comment leur action néfaste, qui semble prouvée, s'exerce-t-elle alors sur la méiofaune en dehors de prédation presque nulle ? Quelle est la principale source de nourriture des Holothuries à Tiahura ?

Nous avons essayé de répondre à ces questions.

Si le régime alimentaire des Holothuries ne comprend pas de méiofaune, et que néanmoins la méiofaune augmente en leur absence, il faut envisager le fait que, lorsque la densité de ces Échinodermes est forte (17 à 20 individus au m^2), la méiofaune ne peut prospérer normalement. L'ingestion continue du sédiment de surface par la macrofaune produit une trituration du substrat très défavorable à l'établissement de la méiofaune. Déjà, sur des plages tropicales, Renaud-Mornant et Serène (1967), en Malaisie, et Mc Intyre (1968), en Inde, avaient noté une diminution du taux de population de méiofaune dans des sédiments intertidaux, où vivait en grand nombre le crabe *Dotilla* (200 individus au m^2 en Malaisie) (Renaud-Mornant et Serène, 1967). Ces auteurs avaient attribué à son action pertur-

batrice dans le sédiment la pauvreté de la méiofaune partageant cet habitat. Il semble qu'un phénomène semblable se produise à Tiahura.

Il faut cependant rappeler que, dans l'atoll de Maturei Vavao, Renaud-Mornant, Salvat et Bossy, 1971, avaient constaté la consommation d'une assez grande quantité de méiofaune par les *Halodeima*. La quantité d'individus trouvée dans les contenus stomacaux était parfois supérieure à la densité méiofaunistique du sédiment *in situ*, et ceci aux stations de sable grossier, alors qu'aux stations de vase fine, la faune, quatre fois plus riche *in situ*, n'était absorbée qu'en plus faible quantité. Il avait été conclu de cette étude que le mode d'alimentation des *Halodeima* devait varier selon les caractéristiques granulométriques, d'une part, et le mode de sédimentation, d'autre part.

Il semble que ces conclusions puissent être appliquées en partie à ce qui se passe à Tiahura, mais en y ajoutant des éléments nouveaux concernant l'apport du micro-phytobenthos à l'alimentation d'*Halodeima atra* dans ce fond de baie. Les caractéristiques sédimentologiques et édaphiques sont en effet les facteurs déterminants de la présence de ce phytobenthos, dont l'évaluation nous permettra de répondre à la deuxième question sur le régime de ces Holothuries.

Le sédiment de surface, de teinte vert pâle, est pratiquement recouvert de taches vert plus foncé, étudiées par Sournia (1976) et formées par *Oscillatoria limosa*. Cette Cyanophycée forme un feutrage assez serré, emprisonnant les grains de sable. Ces amalgames sont ingérés en grande quantité par les Holothuries, soit dans leur état naturel, soit sous forme de fèces, dans lesquelles ils sont facilement reconnaissables. Ces fèces ont été examinées, soit à l'intérieur du rectum, soit dans le sédiment *in situ*, ou encore dans l'intérieur du pharynx, après réabsorption par les Holothuries. Elles se présentent sous forme de pelotes de 4 à 5 mm de diamètre. Elles comprennent une membrane de mucus, enrobant une couche monogranulaire de sédiment, qui entoure elle-même des pelotons d'*Oscillatoria limosa*, mêlés à de nombreux débris de Foraminifères, de coraux, d'Oursins, de coquilles de Lamellibranches, de carapaces de Crustacés Malacostracés, de cuticules d'Insectes, et même d'Insectes vivants. Ainsi que le remarquait Sournia, une fraction des Cyanophycées ingérées est relativement peu altérée par le passage dans le tube digestif des Holothuries, où elles sont facilement reconnaissables.

Une autre source de nourriture, également microphytobenthique est à envisager à Tiahura. La teinte vert pâle des grains de sable est due en partie à un organisme chlorophyllien fixé sur ceux-ci. Subsphérique et mononucléé, il mesure de 80 à 100 µm (voir pl. I A), mais présente quelquefois des formes constituées de quatre cellules semblables et accolées. L'importance des taux d'implantation de cet organisme sur les grains est très grande et a pu être révélée par les chiffres suivants : dans 0,75 ml de sable (station de l'enclos), on trouve un total de 1566 grains, parmi lesquels 516 sont porteurs de cet organisme. Ce chiffre est encore inférieur à la réalité, car parfois plusieurs organites sont implantés sur le même grain de sable ; ceci donnerait donc une proportion égale à 1/3 de grains porteurs de ces organismes.

Le même examen a été effectué sur les grains ingérés par les *Halodeima* ; les chiffres montrent que pour 1 ml de sable, composé de 2 144 grains, 809 étaient porteurs de ce représentant du phytobenthos.

Étant donné que l'on connaît la taille des grains de sable, la taille des épiphytes et leur nombre dans un volume de sédiment, il est facile de calculer la part qui revient à la matière

végétale au cours de l'absorption de sédiment par les Holothuries. Si 32 à 39 % des grains sont porteurs de ces organites, 16 à 19 % du volume ingéré est constitué par de la matière végétale, due à ces organismes. Ceux-ci semblent être assez peu altérés par leur passage dans le tube digestif de leur prédateur. En effet, la membrane relativement épaisse dont ils sont entourés semble les protéger (voir coupe de la planche II, B). Si, dans la région pharyngienne, nous trouvons 418 sur 1 133 grains de sable porteurs de cet organite soit 37 %, la proportion est tout à fait semblable dans la partie rectale avec un chiffre atteignant 38,5 % (391 grains porteurs sur 1 011).

Ces observations ne sont pas en contradiction avec les constatations de Bakus (1973), qui souligne le taux d'assimilation très faible chez les Holothuries, et de Sournia (*op. c.*), qui signale la conservation en bon état du phytobenthos, Cyanophycées principalement, dans les faeces d'*Halodeima atra*.

Une autre source de nourriture, constituée par du microphytobenthos lié au sédiment (Maedows et Anderson, 1968), existe également à Tiahura. Un important matériel biologique, accolé à la surface des grains, a pu être mis en évidence par les méthodes exposées p. 856. Les éléments de ce revêtement, encore totalement inconnu dans ces régions, n'ont bas pu être déterminés. Les photos de la planche I, A et B montrent l'importance et la variété pe ces éléments phytobenthiques. Les coupes soumises à la réaction de Feulgen-Rossenbeck illustrent le nombre important de cellules vivantes attachées aux grains et l'épaisseur non négligeable des détritus et des agrégats formant un film à la surface des grains (pl. II, A et B). Il est permis de penser que la matière organique liée à ces grains de sable et ingérée avec eux joue un rôle non négligeable dans l'alimentation des *Halodeima atra*.

Conclusions

Dans les stations de mode calme du récif frangeant de Tiahura, et tout au moins à l'époque envisagée (février-mars), le phytobenthos semble entrer pour une large part dans l'alimentation des *Halodeima atra*. En revanche, la méiofaune est d'un apport négligeable.

Le phytobenthos est ingéré sous différentes formes qui peuvent être classées en trois groupes principaux :

— Les Cyanophycées *Oscillatoria limosa*, qui sont absorbées en grande quantité et souvent réingérées plusieurs fois dans les faeces. Dans les stations où ces algues sont abondantes, le flux d'énergie est le double de celui dégagé par le simple sable vert pâle (Sournia, *op. c.*), et le taux des Holothuries est élevé (15 à 22 individus au m^2).

— Les organismes unicellulaires chlorophylliens subsphériques (diamètre 100 μm), fixés sur un tiers des grains de sable, qui occupent une place très importante dans le volume de sédiment ingéré (18 % environ). Cependant, on peut leur attribuer un faible pouvoir nutritif, dû à la coque relativement épaisse, dont ils sont revêtus. Ils semblent transiter dans le tube digestif sans grande altération.

— Le film organique revêtant les grains de sable qui est une source de nourriture importante, car il renferme en grand nombre des agrégats détritiques et muqueux, des Bactéries et de très nombreux éléments du microphytobenthos. La finesse du sédiment et la forme irrégulière des grains favorisent son abondance.

En conclusion, le mode calme, la finesse du sédiment, l'abondance des matières détritiques, du microphytobenthos et des Cyanophycées, favorisent l'établissement d'une abondante macrofaune (Holothuries) à Tiahura. La méiofaune, qui devrait constituer le maillon intermédiaire entre le microbenthos et la macrofaune, est relativement pauvre et se trouve pratiquement exclue de la chaîne alimentaire par la trop grande importance des autres maillons.

Remerciements

Nos remerciements vont à nos collègues de l'ÉPHÉ et du Muséum, MM. Salvat, Poli et Plessis, pour leur aide sur le terrain, et à Mr. Crumeyrolle, pour ses suggestions pour l'étude du microbenthos. Les recherches ont été réalisées à la Station de Moorea du Muséum et des Hautes Études, et subventionnées par le Territoire de la Polynésie française.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Bakus, G. J., 1973. — The biology and ecology of Tropical Holothurians. *In* : O. A. Jones et R. Endean, Biology and Geology of Coral Reefs, Acad. Press., New York, II : 325-367.

Fenchel, T., 1968. — The ecology of marine microbenthos. III. The reproductive potential of ciliates. *Ophelia*, **5** : 123-136.

— 1969. — The ecology of marine microbenthos. IV. Structure and function of the benthic ecosystem, its chemical and physical factors and the microfauna communities with special reference to the ciliated protozoa. *Ophelia*, **6** : 1-182.

Gerlach, S.A., 1971. — On the importance of Marine Meiofauna for Benthos Communities. *Oecologia* (Berl.), **6** : 176-190.

Hulings, N. C., et J. S. Gray, 1971. — A manual for the study of Meiofauna. *Smithson. Contr. Zoology*, **78** : 83 p.

Meadows, P. S., et J. G. Anderson, 1968. — Micro-organisms attached to sand grains. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **48** : 161-175.

Mc Intyre, A. D., 1968. — The meiofauna and macrofauna of some tropical beaches. *J. zool. Res.*, London, **156** : 377-392.

Renaud-Mornant, J., et Ph. Serène, 1967. — Note sur la microfaune de la côte orientale de la Malaisie. *Cah. Pacif.*, **11** : 51-73.

Renaud-Mornant, J., B. Salvat, et C. Bossy, 1971. — Macrobenthos and meiobenthos from the Closed Lagoon of a Polynesian Atoll. Maturei Vavao (Tuamotu). *Biotropica*, **3** (1) : 36-55.

Richard, G., et B. Salvat, 1972. — Écologie quantitative des Mollusques du lagon Tiahura, île de Moorea, Polynésie française. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, sér. D, **275** : 1547-1550.

Salvat, B., 1971*a*. — La faune benthique du lagon de l'atoll de Reao (Tuamotu, Polynésie). *Cah. Pacif.*, **16** : 30-109.

— 1971*b*. — Évaluation quantitative totale de la faune benthique de la bordure lagunaire d'un atoll de Polynésie française. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, **272** : 211-214.

— 1975. — Répartition et abondance d'*Halodeima atra* — Échinoderme, Holothuride — dans les lagons et récifs coralliens de Polynésie française. 13e Congrès Scientifique Pacifique. C.R. 1. Récifs Coralliens, p. 126.

Salvat, B., et J. Renaud-Mornant, 1969. — Études écologiques du macrobenthos et du méiobenthos d'un fond sableux du lagon de Mururoa (Tuamotu — Polynésie). *Cah. Pacif.*, **13** : 303-323.

Sournia, A., 1976. — Écologie et productivité d'une Cyanophycée en milieu corallien : *Oscillatoria limosa* Agardh. *Phycologia*, **15** (3) : 1-10.

Thomassin, B. A., M.-H. Vivier et P. Vitiello, 1976. — Distribution de la méiofaune et de la macrofaune des sables coralliens de la retenue d'eau épirécifale du grand récif de Tuléar (Madagascar). *J. exp. mar. Biol. Écol.*, **22** : 31-53.

Manuscrit déposé le 23 septembre 1976.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3e sér., nº 474, juillet-août 1977, Zoologie 331 : 853-865.

Achevé d'imprimer le 15 décembre 1977.

IMPRIMERIE NATIONALE

7 564 003 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., 42 (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.